

生物系の数理科学 第4回

山口 諒

1 最適採餌理論

動物が「どの餌場（パッチ）で、どれだけの時間、採餌を続けるか」を決める問題は、最適採餌理論（Optimal Foraging Theory）と呼ばれる。

1.1 パッチモデルの仮定

- 動物は朝に巣や寝床を出発し、餌がある場所（パッチ）へ移動して採餌する。
- パッチ間の移動距離を一律と仮定し、移動にかかる時間を一定値 T とする。
- 1つのパッチで継続的に採餌し続けると、初めは豊富な餌を得られるが、時間が経つにつれて餌が減り、採餌効率は下がる。
- ある時点 x でパッチを離れ、次のパッチへ移動したほうが結果的に一日の餌獲得量が増える可能性があるため、 x をどのように設定するかが問題になる。

ここで「パッチ内で x 分間、採餌して得られる餌の量」を $g(x)$ という関数で表す。 $g(x)$ は単調増加だが、 x が大きくなるにつれて増加率が鈍化する形をとる。

1.2 平均的な餌獲得量 $W(x)$ の導出

パッチ内で x 分間採餌し、その後パッチ間移動に T 分かかる状況を想定する。このサイクルを繰り返すとき、一回あたりの餌獲得量は $g(x)$ であり、サイクルの所要時間は $x + T$ 。そこで、単位時間あたりの平均餌獲得効率を

$$W(x) = \frac{g(x)}{x + T} \quad (1.1)$$

と定義する。たとえば1日のうちに繰り返しサイクルが行われると考えると、この $W(x)$ を最大にするような x を選ぶのが合理的な戦略となる。 $W(x)$ は「パッチモデルにおける一分あたりの餌獲得量の平均値」とも呼べる。

1.3 最適パッチ滞在時間 x^* の条件

$W(x)$ を最大化するためには、微分を用いる。 $W(x)$ の微分がゼロになる点を求めれば、極値候補がわかる。具体的には式 (1.1) を x で微分して 0 とする。

1.3.1 $W'(x)$ の計算

$$W'(x) = \frac{(x+T) \frac{d}{dx}[g(x)] - g(x) \frac{d}{dx}[x+T]}{(x+T)^2}.$$

ただし $\frac{d}{dx}[g(x)] = g'(x)$ 、 $\frac{d}{dx}[x+T] = 1$ 。よって

$$W'(x) = \frac{(x+T) g'(x) - g(x)}{(x+T)^2}.$$

これが 0 になるには分子が 0 になる必要があり、したがって

$$(x+T) g'(x) - g(x) = 0 \implies (x+T) g'(x) = g(x).$$

この関係を満たす $x = x^*$ が存在すれば、それが最適滞在時間となる。すなわち

$$g'(x^*) = \frac{g(x^*)}{x^* + T}. \quad (1.2)$$

幾何学的には、 $g(x^*)$ と $(x^* + T)$ を結んだ線分の傾きが $g'(x^*)$ と一致するとき、と解釈できる。

1.3.2 $g'(x)$ の生物学的意味

$g'(x)$ は「パッチ内でさらに微小時間 dx だけ滞在したときに追加で得られる餌の量」を示す。式 (1.2) は、その増分が平均値 $W(x)$ （正確には $(x+T)$ 分の $g(x)$ ）と等しくなる点でやめるのが最適という直感を提供する。「これ以上滞在すると追加分が平均よりも小さくなる＝効率が落ちるから移動すべきだ」と解釈できる。

1.4 具体例： $g(x) = N(1 - e^{-ax})$ と移動時間 T

最初に N グラムの餌があるパッチで、一分間に捕れる餌の微分が餌残量に比例する形 ($dg(x)/dx = a(N - g(x))$) を仮定しよう。これを解くと、 $g(x)$ が

$$g(x) = N(1 - e^{-ax})$$

という増加関数になる。すると $g'(x) = a N e^{-ax}$ であり、式 (1.2) は

$$a N e^{-ax^*} = \frac{N(1 - e^{-ax^*})}{x^* + T}.$$

両辺に $(x^* + T)$ をかけて整理すると、指数関数を含む方程式が得られるが、解の形としては

$$e^{ax^*} = 1 + \frac{a(x^* + T)}{1 - e^{-ax^*}}$$

となる。これは超越方程式（指数と対数が混在する方程式）と呼ばれ、一般にはこの種の方程式は初等関数による閉じた形では解けない。実際には数値解やグラフで x^* を求めることが多い。

このモデルは、移動時間 T が大きい（＝遠い場所へ行くのに時間がかかる）ほど、同じパッチでの滞在時間 x^* が長くなることを示唆する。これは直感的に「次のパッチへ移動するコストが大きいなら、多少効率が落ちててもいまのパッチで粘る方が得」という行動と合致する。シジュウカラを用いた実験で、移動時間と最適滞在時間の関係が理論とよく一致する結果が示されている。

2 最適餌メニュー選択

これまでの最適採餌モデルでは「一種類の餌パッチしかない」あるいは「パッチの質は同じ」などの仮定を置いた。しかし動物が利用できる餌には複数のタイプがあり、それぞれ「捕まえやすさ（探索しやすさ）」「処理時間」「含まれるエネルギー量」などが異なる場合が多い。ここでは、それらが混在する環境下で、どのタイプの餌を食べるか（あるいは無視するか）をどう決めれば平均的な餌獲得効率（単位時間あたりのエネルギー）を最大化できるか、を検討する。

2.1 ダボハゼ戦略 vs. グルメ戦略の前提

餌が「タイプ1（高価値な餌）」と「タイプ2（低価値な餌）」の2種類ある状況を想定する。動物（捕食者）の行動戦略として、以下の2通りを考える。

- **ダボハゼ戦略**: 見つけた餌は全て食べる。すなわち、タイプ1でもタイプ2でも差異なく処理し、エネルギーを得る。
- **グルメ戦略**: タイプ2（価値が低い）に出会っても無視して、タイプ1（高価値）だけを食べる。

餌と出会う（遭遇）確率には、それぞれ λ_1, λ_2 という発見率を割り当てる。ここで「 $\lambda_1 + \lambda_2$ 」が全餌の遭遇レートだとみなせる。

2.2 ダボハゼ戦略の効率 W_D

まず、ダボハゼ戦略では「タイプ1とタイプ2、どちらかに出会うまでの探索時間」が

$$T_s = \frac{1}{\lambda_1 + \lambda_2}, \quad (2.1)$$

となる。出会った餌を捕まえて食べる（処理）時間を

$$T_h = \frac{\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2}{\lambda_1 + \lambda_2}, \quad (2.2)$$

と書いている。ここで h_1, h_2 はそれぞれの餌を処理するのにかかる時間。 λ_1, λ_2 を重みとして平均をとっているのは、「出会う確率が λ_1 or λ_2 で、食べる餌はそれに応じて1か2なので、処理時間の平均もその確率加重平均になる」ためである。

さらに、得られるエネルギー量（期待値）も

$$G = \frac{\lambda_1 g_1 + \lambda_2 g_2}{\lambda_1 + \lambda_2}, \quad (2.3)$$

と書けるとする。 g_1, g_2 はそれぞれの餌に含まれるエネルギー量（1匹あたり）とする。すると、1回あたりの「探索 + 処理」を終えたときに得られるエネルギーは G 、所要時間は $(T_s + T_h)$ なので、単位時間あたりの平均獲得効率を

$$W_D = \frac{G}{T_s + T_h} = \frac{\frac{\lambda_1 g_1 + \lambda_2 g_2}{\lambda_1 + \lambda_2}}{\frac{1}{\lambda_1 + \lambda_2} + \frac{\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2}{\lambda_1 + \lambda_2}} = \frac{\lambda_1 g_1 + \lambda_2 g_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2}. \quad (2.4)$$

最終的に式 (2.4) の形になるのは、分母を通分して整理した結果である。

2.3 グルメ戦略の効率 W_G

一方、グルメ戦略では「タイプ2に出会っても食べない（無視）」とする。つまり、もし λ_2 の餌に遭遇してもスルーし、タイプ1に出会うまでさらに探索を続ける。すると、「タイプ1を見つけるまでの探索時間」は

$$T'_s = \frac{1}{\lambda_1}, \quad (2.1 \text{ に対応})$$

となる（ λ_2 は無視されるので、実質「タイプ1に出会う確率 λ_1 」だけでカウントする）。処理時間は h_1 、得られるエネルギーは g_1 である。ゆえに1回あたりのサイクルは

$$\text{時間} : T'_s + h_1 = \frac{1}{\lambda_1} + h_1, \quad \text{得られるエネルギー} : g_1.$$

このときの単位時間あたりの平均獲得効率 W_G は

$$W_G = \frac{g_1}{\frac{1}{\lambda_1} + h_1} = \frac{\lambda_1 g_1}{1 + \lambda_1 h_1}. \quad (5.12)$$

つまり、「出会うまでの探索時間 $\frac{1}{\lambda_1}$ 」と「処理時間 h_1 」の合計に対して、得られるエネルギー g_1 を割った形となる。

2.4 どちらの戦略が優れているか

動物が「ダボハゼ戦略」を取るか、「グルメ戦略」を取るかを決定するには、 W_D と W_G を比較すればよい。すなわち、

$$W_G > W_D \iff \frac{\lambda_1 g_1}{1 + \lambda_1 h_1} > \frac{\lambda_1 g_1 + \lambda_2 g_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2}.$$

の形に変形して「グルメ戦略が優越するための条件」を導くことができる（不等号の向きを変えれば、「ダボハゼ戦略」の優位な条件も同様に検討できる）。具体的に整理すると、

$$\frac{g_1}{h_1} > \frac{g_2}{h_2}$$

のように「餌1の単位時間あたりの価値が餌2より大きいかどうか」という式に帰着する。結果として、「値段の高い餌1だけに絞ったほうが得か、それとも餌2も含めて全部食べたほうが得か」をパラメータを用いて客観的に判定できる。

3 変動環境下での休眠戦略

多くの生物は、環境条件が悪化するときに**休眠**（dormancy）や**休眠子**（種子、休眠卵など）の**生成**を行い、次の良い季節や良い年に備える。こうした休眠戦略は、「もし環境が常に安定ならば不要」かもしれないが、現実には**変動の激しい環境**で適応的に進化したと考えられる。ここでは、1年草の種子を例に、年ごとに環境が良い年・悪い年となる確率付きで変動する仮定をベースに、**休眠率**を変数とした最適戦略を解説する。

3.1 1年草モデルと休眠率の設定

3.1.1 基本仮定

1年草（春に芽が出て成長し、秋に種子をつけるが冬に枯れる）を想定する。ここで

- 繁殖に成功する「良い年」は R 個の新たな種子をつける。
- 繁殖に失敗する「悪い年」は、まともに種子をつけられず S 個しか増えない。一般に $S < R$ と仮定する。
- 植物はある**休眠率** x を選び、 x の割合の種子を「休眠（発芽しないで土中に留まる）」させ、残り $(1-x)$ を発芽させる。

もし「悪い年」に発芽すると、生き残れる種子が少ないのでリスクが高い。逆に「良い年」は発芽が有利である。そこで x をどう調整すれば、長期的に最も多くの子孫を残せる（適応度を最大化できる）かが課題になる。

3.1.2 年ごとの更新

ある年 n に存在する種子数を N_n 、そのうち発芽する割合が $(1-x)$ とすると、発芽する種子数は次のように変動する。

$$\text{発芽する種子数} = (1-x)N_n.$$

ここで環境が「良い年」であれば発芽個体は R 倍の種子を作るので発芽部分が $(1-x)N_n \cdot R$ 、一方、休眠状態にある xN_n は生き残り、年が変わっても xN_n 個が次年に持ち越される形になる。

3.2 良い年・悪い年の確率と適応度

良い年の確率 p 、悪い年の確率 $(1-p)$ があり、さらに良い年には R 、悪い年には S 個の種子を残せる。そこで、年 n での種子集団 N_n が翌年どうなるかを式で表すと、

$$N_{n+1} = \begin{cases} (1-x)R N_n + x N_n, & \text{良い年,} \\ (1-x)S N_n + x N_n, & \text{悪い年.} \end{cases}$$

と書ける。

3.3 適応度として幾何平均増殖率を最大化

生物集団の長期適応度は、しばしば**幾何平均の増殖率**と対応すると考えられる。1年ごとの増殖率を

$$M = \begin{cases} x + (1-x)R, & \text{良い年,} \\ x + (1-x)S, & \text{悪い年.} \end{cases}$$

年ごとに確率 p で良い年、 $(1-p)$ で悪い年が起こるとすると、長期の平均適応度を \bar{W} とすれば、以下のように書ける。

$$\bar{W} = (M_{\text{bad}})^{(1-p)} (M_{\text{good}})^p \quad \text{あるいは} \quad \ln \bar{W} = (1-p) \ln[x + (1-x)S] + p \ln[x + (1-x)R]. \quad (3.1)$$

ここで

$$M_{\text{bad}} = x + (1-x)S, \quad M_{\text{good}} = x + (1-x)R.$$

これを最大化する戦略 x^* （最適休眠率）を探すには、 $\frac{d}{dx}[\ln \bar{W}] = 0$ とする。

3.4 最適休眠率の導出： $\ln \bar{W}$ を微分する

$$\ln \bar{W}(x) = (1-p) \ln[x + (1-x)S] + p \ln[x + (1-x)R].$$

微分すると、

$$\frac{d}{dx} \ln \bar{W}(x) = (1-p) \frac{d}{dx} [\ln(x + (1-x)S)] + p \frac{d}{dx} [\ln(x + (1-x)R)].$$

整理して、

$$\frac{d}{dx} \ln \bar{W}(x) = (1-p) \frac{1-S}{x + (1-x)S} + p \frac{1-R}{x + (1-x)R}.$$

これを 0 と置けば最適 x^* を得る。つまり、

$$(1-p) \frac{1-S}{x + (1-x)S} + p \frac{1-R}{x + (1-x)R} = 0. \quad (3.2)$$

最終式には

$$x^* = \frac{pR}{R-S}$$

となる。 R が S に比べて大きいときは、ある程度の頻度で発芽したほうがよいが、悪い年の頻度 p や大小関係によっては高い休眠率が有利になる。休眠の割合を大きくすると安全策をとれる（悪い年に発芽しなくても、次の年以降にチャンス进行を待てる）一方、休眠が多すぎると良い年の恩恵を十分に受けられない。昆虫の休眠卵、植物の種子休眠など、さまざまな生物でみられる「ベッドヘッジング (bet-hedging) 戦略」を数理的に説明するモデルになっている。

4 性比理論と局所配偶競争

なぜヒトや多くの生物の性比はオスとメスで 1:1 なのだろうか。イチジクコバチや寄生バチに代表されるような「同じ母親から産まれた兄弟姉妹が、限られたメスを巡って交配する」状況では、1:1 からずれた性比も観察される。ここでは、性比が戦略として進化してきたと考え、どのような状況で 1:1 が有利な戦略となるのか考えてみよう。

4.1 モデル概要

- 母親が n 個体存在。
- 各母親は「オスの割合」を x_i とする戦略を取る。ただし、多くの母親は共通戦略 x^* を採用し、1 個体だけが異なる戦略 x_i を用いる状況を想定する（いわゆる「変異個体」）。
- 母親 1 体あたり産卵数を N と置き、それをオス率 x とメス率 $(1-x)$ に振り分ける。
- 同じ局所集団で孵化した兄弟姉妹どうしが交配するとき、オスが多すぎると兄弟間で競争してしまい、その母親の適応度には貢献しにくい。逆にオスが少なすぎてもメスが交配できないリスクがある。バランスを取る最適オス率 x^* が存在する。

4.2 雌雄の数と交配

4.2.1 母親が n 個体

うち $(n-1)$ 個体は戦略 x^* を使う。1 個体のみ戦略 x_i を使う。各母親は N 個の子を産む（総数 N ）。すると：

- 戦略 x^* の母親からはオス数： $N x^*$ 、メス数： $N (1 - x^*)$ 。
- 変異個体（戦略 x_i ）からはオス数： $N x_i$ 、メス数： $N (1 - x_i)$ 。

合計すると、 $(n-1)$ 個体が x^* なので、そちらの総オス数は $(n-1)N x^*$ 、総メス数は $(n-1)N (1 - x^*)$ 。変異個体の子を加えると、局所集団全体のオスは

$$\underbrace{(n-1)N x^*}_{\text{他母親のオス}} + \underbrace{N x_i}_{\text{変異母親のオス}} = N[(n-1)x^* + x_i].$$

メスは

$$(n-1)N (1 - x^*) + N (1 - x_i) = N[(n-1)(1 - x^*) + (1 - x_i)].$$

4.2.2 変異個体のオスが交尾できるメス数

局所配偶競争を仮定するので、「変異個体が産んだオス」は同じ局所の総メスを取り合うが、その競合相手は「他母親のオス」も含めて全て合わせた数である。一般的な仮定として、「オス同士が一樣にメスを分配する」イメージで、変異個体のオスの平均獲得メス数は

$$\frac{\text{変異個体のオス}}{\text{全オス数}} \times (\text{全メス数})$$

となる。式で書くと：

$$\left(\frac{N x_i}{N[(n-1)x^* + x_i]} \right) \times \left(N[(n-1)(1 - x^*) + (1 - x_i)] \right).$$

さらに整理して、

$$\frac{x_i}{(n-1)x^* + x_i} \times N[n - (n-1)x^* - x_i].$$

である。

4.2.3 変異個体の娘の数と全子孫数

変異個体が産んだ娘の数は明らかに $N(1 - x_i)$ 。これら娘がどの程度受精するかは「変異個体由来のオス or 他母親由来のオス」を介して行われるが、本モデルでは「娘は必ず交配できる」と仮定する。オスは複数回交尾可能である昆虫類を想定すると、よく対応する仮定である。変異個体の適応度は“ $\varphi_i = (\text{娘の数}) + (\text{オスが交尾したメス数})$ ”と書ける。つまり、

$$\varphi_i = N[(1 - x_i)] + N x_i \frac{(n - x_i) - (n - 1)x^*}{x_i + (n - 1)x^*}$$

である。

4.3 最適な戦略としての性比

$$\varphi_i = N \left[(1 - x_i) + x_i \frac{n - x_i - (n - 1)x^*}{x_i + (n - 1)x^*} \right].$$

変異個体は x_i , 周囲は x^* を使っているときに φ_i が最大になる x_i を探すには、

$$\left. \frac{\partial \varphi_i}{\partial x_i} \right|_{x_i=x^*} = 0.$$

となればよい。展開してみると：

$$\varphi_i = N \left[(1 - x_i) \right] + N \left[x_i \frac{n - x_i - (n - 1)x^*}{x_i + (n - 1)x^*} \right].$$

整理して、

$$\varphi_i = N \left[(1 - 2x_i) + \frac{x_i n}{x_i + (n - 1)x^*} \right].$$

上の微分式を書くと、

$$\frac{\partial \varphi_i}{\partial x_i} = N \left[-2 + \frac{x_i + (n - 1)x^* - nx_i}{(x_i + (n - 1)x^*)^2} \right],$$

になる。そこへ $x_i = x^*$ を代入すれば

$$x^* = \frac{n - 1}{2n}$$

と解ける。つまり、集団サイズが大きく、多数のメスが交尾するような状況であれば、性比が 1:1 に収束する。